植 物 分 类 与 资 源 学 报 2012, 34 (5): 502~508
Plant Diversity and Resources DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.12052

ST273 是拟南芥绒毡层和小孢子发育的必需基因*

成志鹏, 常海双, 杨仲南, 张 森**
(上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要: 绒毡层在拟南芥花药花粉发育过程中具有重要作用, 包括分泌降解胼胝质的胼胝质酶、为花粉壁的形成提供原料以及为小孢子发育提供营养物质。本文通过对拟南芥雄性不育突变体 *st273* 的分析, 研究了 *ST273* 基因在花药花粉发育过程中的功能。*st273* 是通过 T-DNA 插入诱变野生型拟南芥得到的一株突变体, 遗传分析表明 *st273* 是单隐性核基因控制的。利用图位克隆的方法对不育基因 *ST273* 进行了定位, 结果表明 *ST273* 基因与拟南芥第三条染色体上分子标记 CIW11 连锁。生物信息学分析发现该分子标记附近有一个调控花粉发育的基因 *TDF1*。测序分析结果表明在 *st273* 突变体中, *TDF1* 基因第三个外显子上 459 位的碱基发生了由 G^{459} 变成了 A^{459} 的单碱基变化, 导致 *ST273* 基因该位点提前终止突变。等位分析结果表明 *st273* 与 *tdf1* 是等位突变体。*st273* 突变体营养生长期发育正常, 但生殖生长发育出现异常。亚历山大染色结果显示 *st273* 突变体花药中没有花粉。组织切片观察结果表明, 突变体花药绒毡层异常肥大且空泡化, 四分体不能正常释放小孢子, 最终无法形成花粉。这些结果揭示了 ST273 蛋白质参与调控了绒毡层和小孢子发育过程。

关键词: 拟南芥; 雄性不育; 花药发育; 绒毡层; *ST273* 基因
中图分类号: Q 75, Q 945 **文献标识码**: A **文章编号**: 2095-0845(2012)05-502-07

ST273 Is Essential for Tapetum and Microspore Development in *Arabidopsis thaliana* *

CHENG Zhi-Peng, CHANG Hai-Shuang, YANG Zhong-Nan, ZHANG Sen **
(*College of Life and Environment Science*, *Shanghai Normal University*, Shanghai 200234, China)

Abstract: In *Arabidopsis*, the tapetum plays important roles in anther and pollen development by providing enzymes for callose dissolution, materials for pollen-wall formation, and nutrients for microspore development. This paper describes the functional analyses of the *ST273* gene in anther and pollen development by using *Arabidopsis* male sterile mutant *st273*. Mutant *st273* was identified from a T-DNA insertion mutant population, and genetic analysis showed that *st273* mutant was controlled by a single recessive nuclear gene. A map-based cloning approach was used, and *ST273* gene was mapped to be linked to a molecular marker CIW11 on chromosome 3. Bioinformatics analysis revealed that there is a *TDF1* gene near the marker CIW11. Sequencing analysis indicated that *st273* mutant had a G^{459} to A^{459} base-pair change in the third exon of *TDF1* gene, which resulted in premature termination mutation in this region. Allelism test indicated that *ST273* and *TDF1* belong to the same locus. The mutant plant grows normally during the vegetative growth stage, but show developmental defects at the reproductive growth stage. Alexander staining showed that there was no pollen in the mature anther locule. Cytology observation indicated that the mutant tapetum was enlarged and vacuolated, the tetrads could not release the microspores timely, and finally no pollen was formed in the anther. These results demonstrated that ST273 protein plays an important role in tapetum and microspore development.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; Male sterile; Anther development; Tapetum; *ST273*

---

* 基金项目: 国家自然科学基因项目资助 (30971553)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: senzhang@shnu.edu.cn
收稿日期: 2012-04-12, 2012-07-21 接受发表
作者简介: 成志鹏 (1986-) 男, 硕士研究生, 主要从事植物基因克隆与功能研究。

花药及花粉发育异常会导致雄性不育，雄性不育是生产上杂交制种的基础，因此对花药及花粉发育的深入研究具有潜在的应用价值。

拟南芥花药由 4 层体细胞壁构成，由外到内依次为花药外壁、内壁、中层以及包围小孢子母细胞的绒毡层（Goldberg 等，1993；Sanders 等，1999）。发育中的单倍体配子体细胞与二倍体孢子体细胞的协调参与对植物配子体的产生是很重要的。绒毡层在花粉发育过程中具有非常重要的作用：小孢子从胼胝质包被的四分体中的释放，提供花粉发育的营养物质，孢粉素的沉积以及花粉壁的合成等（Mariani 等，1990；Pacini 等，1985；Piffanelli 等，1998；Stieglitz 和 Stern，1973）。

在拟南芥的研究中目前已经报道了一些与绒毡层发育和功能有关的基因，例如 *SPL/NZZ*（Yang 等，1999；Schiefthaler 等，1999），*BAM1/BAM2*（Hord 等，2006），*EMS1/EXS*（Zhao 等，2002；Canales 等，2002），*SERK1* 和 *SERK2*（Albrecht 等，2005；Colcombet 等，2005），*TPD1*（Yang 等，2003）等，这些基因在绒毡层发育的早期起作用，并决定绒毡层的形成。在绒毡层形成以后，*DYT1*（Zhang 等，2006），*MYB33* 和 *MYB65*（Millar 和 Gubler，2005）对绒毡层的分化和早期功能非常重要。在绒毡层发育的后期，*MS1*（Wilson 等，2001；Ito 等，2007；Yang 等，2007），*AMS*（Sorensen 等，2003）和 *AtMYB103*（Higginson 等，2003；Li 等，1999；Zhang 等，2007）有重要作用。

在花药发育的第七期，绒毡层分泌胼胝质酶降解包裹在四分体周围的胼胝质，释放小孢子（Stieglitz 和 Stern，1973）。据报道 *A6* 基因与拟南芥中胼胝质的降解有关（Hird 等，1993）。因此，胼胝质的降解对小孢子的释放至关重要，而且得到很好的控制。但目前这方面的分子机理还不是很清楚。

我们通过对 *st273* 雄性不育突变体的分析，研究了 *ST273* 基因在花药发育过程中的作用。细胞学方法观察了 *ST273* 基因对花药花粉发育过程的影响，探讨了 *ST273* 基因与绒毡层和小孢子发育之间的关系。

1　材料与方法

1.1　材料

拟南芥雄性不育突变体 *st273*（遗传背景 Columbia，Col）由 T-DNA 插入突变体库中筛选得到。突变体已经与野生型 Col 回交了 3 次。拟南芥种植方法同易君等（2006）。

1.2　突变体的遗传分析

以拟南芥野生型 Col 植株为父本，突变体 *st273* 为母本进行回交得到 F1 代植株，F1 代植株自交后得到 F2 代植株。种植并观察 F2 代植株表型，统计 F2 代群体中可育植株与不育植株的比例。

1.3　突变体基因的定位与克隆

以拟南芥野生型 *Ler* 为父本，突变体 *st273* 为母本进行回交得到 F1 代植株，F1 代植株自交后得到 F2 代植株，收集 F2 代群体中不育突变体用于基因定位。参照易君等（2006）的方法，随机选取 50 株不育突变体，每 25 株突变体各取部分花苞和叶片混合提取 DNA，构成一个 DNA 池，用两个 DNA 池为模板，用覆盖 5 条染色体上的 20 对分子标记进行 PCR 扩增，用两个野生型 *Ler* 和 Col 植株的 DNA 作为对照。通过凝胶电泳分析可以看出，与突变基因连锁的分子标记所扩增出的条带的遗传背景偏向突变体来源的亲本 Col，而用于杂交的另一亲本 *Ler* 条带没有或弱于对照。

根据实验需要利用设计的 PCR 引物 273GF（5′-TTTTGCATTGCATCACTC-3′）和 273GR（5′-AAGAGACTTGGTTACTAC-3′），从突变体 *st273* 以及野生型 Col 植株的 DNA 中 PCR 扩增候选基因 *At3g28470*（该基因全长 954 bp）的基因组片段约 1.4 kb，然后连接到 pMD18-T 载体上，送往上海桑尼生物科技有限公司测序。

1.4　DNA 提取与 PCR 反应

拟南芥基因组 DNA 的提取方法和 PCR 方法参照方法（Sun 等，2000）。PCR 产物用 2.5% 琼脂糖凝胶进行电泳，并利用 Tanon GIS 凝胶图像处理系统拍照。

1.5　花药发育的光学显微镜观察

野生型与突变体植株的花序在 FAA 固定液中固定 12 ~ 24 h 后，用 50% 乙醇洗 2 ~ 3 次，常规脱水，spur 树脂包埋、切片，厚度 1 μm，1% 甲苯胺蓝染色后在显微镜下观察并拍照（Zhang 等，2007）。

1.6　亚历山大染色

亚历山大染色实验参照 Alexander（1969）的方法。

2　结果与分析

2.1　雄性不育突变体 *st273* 的分离

st273 突变体是从 T-DNA 插入的拟南芥突变群体中筛选得到的，但其表型与 T-DNA 是不连

锁的。尽管该突变体雄性不育，但它表现出正常的营养生长（图1：A，B），而且正反杂交的实验结果表明其雌蕊是完全可育的（数据未显示）。与野生型植株相比，*st273* 突变体果荚短小且萎缩，其内不含种子（图1：A，B）。

为了鉴定突变表型的分离比例，突变体 *st273* 与野生型 Col 进行杂交。F1 代植株表型正常可育，F2 代群体中可育植株与不育植株数目分别为306 株和113 株，经检验符合3∶1 的分离比例（$X^2=0.049<X^2_{0.05,1}=3.84$），说明突变体 *st273* 是单隐性核基因突变造成的孢子体不育。

2.2 *st273* 突变体的花药发育异常

为了研究 *st273* 突变体雄性不育的原因，首先检测花粉的育性。亚历山大染色的结果表明野生型植株花药中有大量花粉被染成紫红色，是可育的；而突变体中没有花粉被染成紫红色，说明没有形成可育的花粉（图1：C）。

为了进一步探索花药中没有可育花粉形成的原因，利用树脂半薄切片在光学显微镜下观察比较了突变体和野生型花药发育的过程。在拟南芥中，根据所发生的细胞学事件把花药发育过程分为 14 个时期（Sanders 等，1999）。观察结果表明，在花药发育的前 4 个时期，突变体和野生型的花药在形态建成过程中没有明显的差异（数据未显示）。然而，在花药发育的第 5 期及以后的时期，突变体花药发育表现出明显的异常。突变体第 5 期花药中，药室外壁细胞和内壁细胞出现液泡化（图2：A，G），而且第 6 期花药的中层细胞也开始液泡化（图 2：H），并且这种细胞的液泡化现象延续到后面的时期（图 2：J，K）；野生型第 6 期花药中绒毡层形成规则的一层细胞包围着药室（图2：B），而突变体第6 期花药的绒毡层细胞开始异常液泡化并形成不规则的一层细胞围绕着药室（图 2：H）；第 7 期野生型小孢子母细胞减数分裂完成，形成了含有 4个小孢子的四分体，中层细胞进一步退化，绒毡层细胞变成分泌型细胞（图2：C），而突变体花药的绒毡层异常增大不规则，并且挤压药室内的异常的四分体（图2：I）；第 8 期野生型药室中层细胞消失，绒毡层细胞释放胼胝质酶，降解包裹四分体的胼胝质，四分体释放小孢子（图 2：D），此时突变体药室绒毡层细胞依然肥大，与中层细胞一起继续挤压内部异常的小孢子（图 2：J）；在花药发育随后的各时期，突变体药室内壁细胞液泡化且变得异常肥大，小孢子退化并降解，绒毡层细胞也逐渐退化（图 2：K，L）。因此，突变体药室中没有花粉形成，导致了突变体不育的表型。

2.3 *ST273* 基因的定位与克隆

为了进一步研究 *st273* 突变体并最终克隆目的基因，我们利用图位克隆的方法对突变体进行了遗传定位，以确定该突变基因在染色体上的位置。首先，我们选用了在拟南芥基因组 5 条染色体上分布比较均匀的 20 对分子标记（易君等，2006），进行了基因的初定位连锁分析。这 20 对分子标记在野生型 L*er* 和 Col 之间具有序列的多态性。以这些分子标记进行 PCR，结果表明突变基因 *ST273* 与第 3 条染色体上的分子标记 CIW11 连锁。后来又利用部分单株进行了初定位，结果还是与 CIW11 连锁（图3：A）。

根据网上（www.arabidopsis.org）公布的拟南芥第 3 条染色体上分子标记 CIW11 周围的序列信息，发现这附近有一个基因 *TDF1*，其突变体 *tdf1* 也是雄性不育的表型，与 *st273* 突变体表型相似。因此，我们克隆了 *st273* 突变体中 *TDF1* 基因的 DNA 序列和 cDNA 序列，通过测序分析并与野生型序列比对。结果表明在突变体中，该基因的编码区第 459 个碱基由 G^{459} 变成了 A^{459}，导致该基因编码序列在该位点提前终止突变（图 3：B）。通过等位实验，以 *st273* 突变体的杂合子植株为父本，*tdf1* 突变体为母本进行杂交，得到 F1 代植株出现分离，其中突变体的表型更接近 *st273* 突变体的表型，这表明 *st273* 突变体和 *tdf1* 突变体是等位的。在 *tdf1* 突变体中，*TDF1* 基因的突变是由于在其编码区的 583 碱基位点的单碱基变化，造成了提前终止突变（Zhu 等，2008）。

ST273 基因组序列全长 1 146 个碱基，包含 3 个外显子（分别为 133，130 和 691 个碱基），和两个内含子（分别为 91 和 101 个碱基）（图 3：B）。CDS 全长 954 个碱基，编码一个具有 317 个氨基酸残基的 R2R3 MYB 家族转录因子（图3：C）。其中 K14-L61 和 H67-L112 氨基酸序列组成了该 MYB 蛋白的 R2R3 结构域。在 *st273*

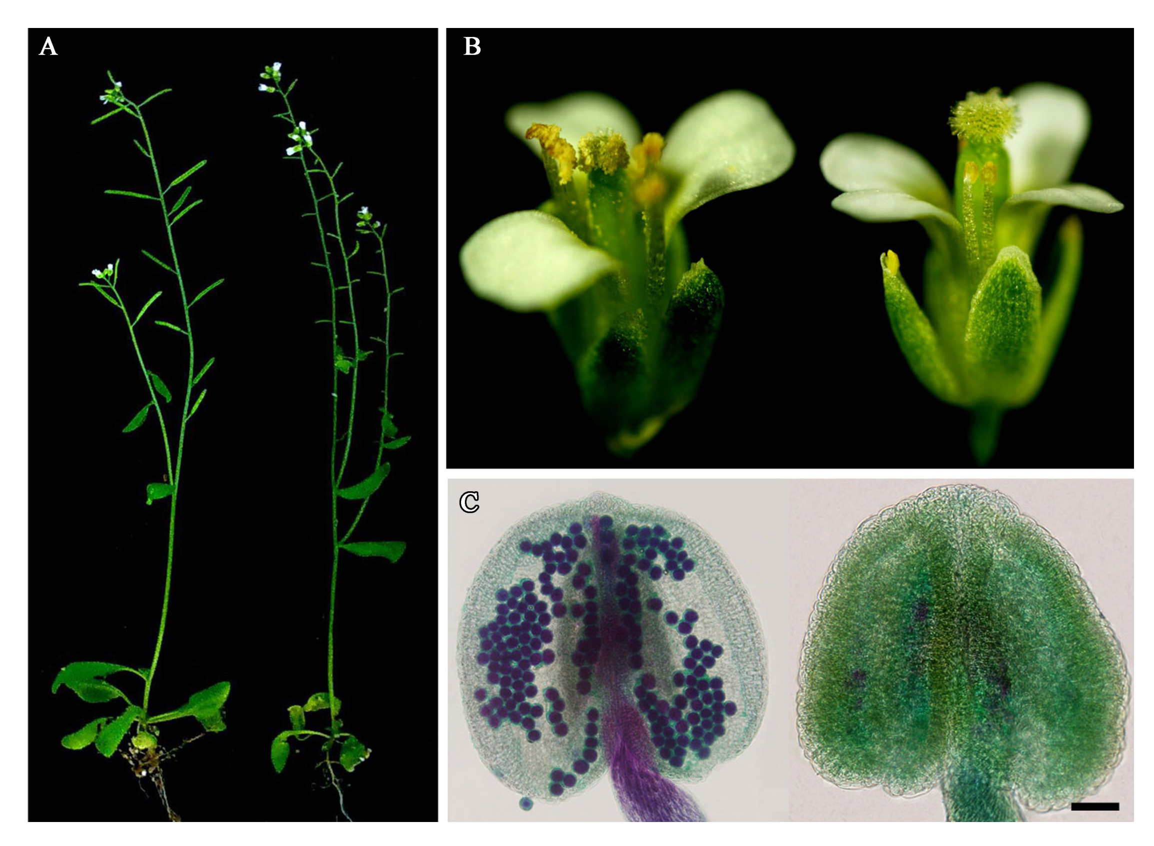


图 1　野生型和 *st273* 突变体植株的表型

A. 野生型植株（左）具有正常果荚，而 *st273* 突变体（右）果荚短小；B. 野生型植株（左）的柱头上有花药释放的花粉，而 *st273* 突变体（右）的柱头上没有花粉；C. 野生型（左）和突变体（右）植株花药的亚历山大染色。在图 C 中标尺 = 80 μm

Fig. 1　Phenotypes of the wild-type and *st273* mutant plants

A. Wild type plant (left) with normal siliques, *st273* mutant showing short siliques; B. wild type plant (left) with pollen on the stigma, *st273* mutant (right) showing no pollen on the stigma; C. Alexander staining of anthers of the wild-type and *st273* mutant plants. In C bar = 80 μm

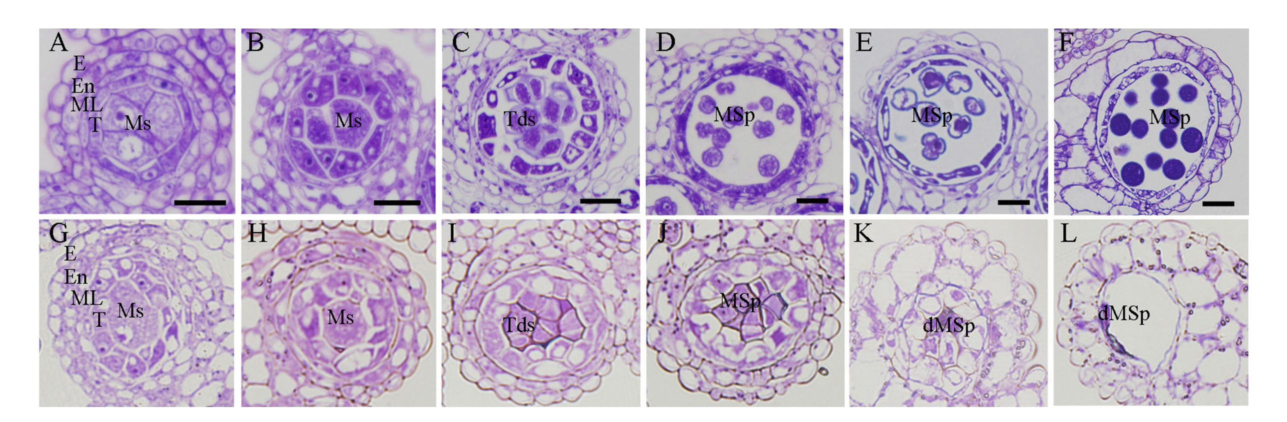
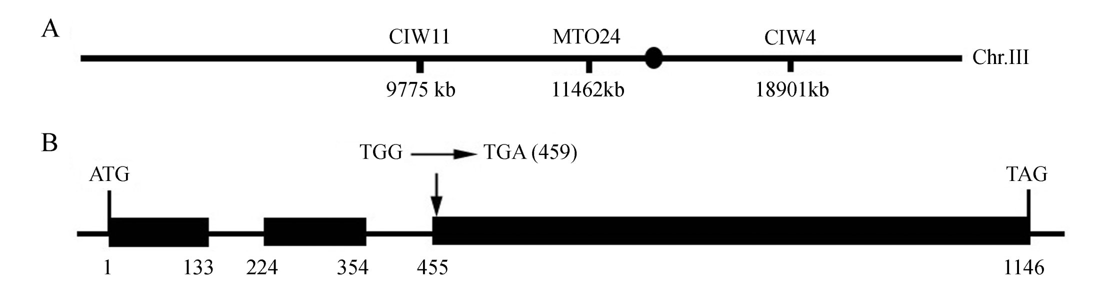


图 2　野生型和突变体花药发育的细胞学观察

A–F. 野生型花药发育过程；G–L. 突变体花药发育过程。A，G：第 5 期；B，H：第 6 期；C，I：第 7 期；D，J：第 8 期；E，K：第 9 期；F，L：第 11 期。E：表皮层；En：内壁层；ML：中层；T：绒毡层；Tds：四分体；Ms：小孢子母细胞；MSp：小孢子；dMSp：退化的小孢子。图中标尺 = 10 μm

Fig. 2　Cytology observation of the wild-type and *st273* mutant anther development

A–F: the wild-type anther development; G–L: *st273* mutant anther development; A, G: stage 5; B, H: stage 6; C, I: stage 7; D, J: stage 8; E, K: stage 9; F, L: stage 11. E: epidermis; En: endothecium; ML: middle layer; T: tapetum; Tds: tetrads; Ms: meiocytes; MSp: microspores; dMSp: degenerated microspores. Bar = 10 μm



C

```
  1MGRPPCCDKSNVKKGLWTEEEDAKILAYVAIHGVGNWSLIPKKAGLNRCGKSCRLRWTNY
 61LRPDLKHDSFSTQEEELIIECHRAIGSRWSSIARKLPGRTDNDVKNHWNTKLKKKLMKMG
121IDPVTHKPVSQLLAEFRNISGHGNASFKTEPSNNSILTQSNSAWEMMRNTTTNHESYYTN
181SPMMFTNSSEYQTTPFHFYSHPNHLLNGTTSSCSSSSSSTSITQPNQVPQTPVTNFYWSD
241FLLSDPVPQVVGSSATSDLTFTQNEHHFNIEAEYISQNIDSKASGTCHSASSFVDEILDK
301DQEMLSQFPQLLNDFDY-
```

图3　*ST273* 基因的分子克隆以及 *ST273* 基因蛋白序列分析

A. *ST273* 基因定位到拟南芥第三条染色体上；B. *ST273* 基因的结构及 *st273* 突变体中碱基的变化；黑色框代表 *ST273* 基因的外显子；数字表示 *ST273* 基因长度；C. ST273 蛋白序列具有 317 个氨基酸，其中灰色背景标记的是氨基酸残基组成 MYB 蛋白的 R2R3 结构域（有下划线的 W 氨基酸表示提前终止突变位点）

Fig. 3　Molecular cloning and protein analysis of *ST273* gene

A. *ST273* gene was mapped to chromosome 3; B. Structure of *ST273* gene and base-pair change in *st273* mutant plant; Black box indicates the exon of *ST273* gene; Numbers indicate the length of *ST273* gene; C. The annotated ST273 protein sequence contains 317 amino acid residues. Residues marked by gray shading comprise the predicted conserved R2R3 MYB binging domains (under lined amino acid W indicated the premature termination mutation site)

突变体中，*ST273* 基因提前终止突变位点在 MYB 蛋白的 R2R3 结构域内（图3：C），造成该结构域的破坏，影响了 ST273 蛋白的功能。

3　讨论

通过分析拟南芥雄性不育突变体 *st273* 的突变表型，说明 *ST273* 基因是花药发育、绒毡层形成以及小孢子发育过程所必需的基因。总结 *st273* 突变体的表型特征：（1）绒毡层细胞提前液泡化且不规则化，但绒毡层细胞的这种不规则化与 *tdf1* 突变体的有所不同；（2）绒毡层细胞液泡化膨大挤压内部四分体；（3）小孢子发育异常并且降解；（4）花药药室外壁细胞、内壁细胞以及中层细胞液泡化；（5）花药发育后期药室内壁细胞液泡化并且膨大，中层细胞延迟退化；说明药室壁的发育出现异常。早期的研究（Zhu 等，2008）已经表明 *TDF1* 基因在小孢子母细胞以及绒毡层细胞中特异表达，结合我们的实验结果说明 *TDF1* 基因主要作用在于调控绒毡层的发育及其功能。

许多研究已经表明，在拟南芥花药发育过程中，绒毡层细胞在第6期到第8期完成向分泌型细胞的转化过程，该时期中包裹四分体的胼胝质的降解以及小孢子的释放是花药发育过程的关键事件之一，一旦出现异常，将造成植物的雄性不育（Zhu 等，2008；Zhang 等，2006，2007；Sorensen，2003）。在我们观察花药发育过程时发现，*st273* 突变体绒毡层细胞过早液泡化且变得肥大不规则，导致小孢子不能正常释放并发育成花粉，说明 *ST273* 基因在绒毡层细胞变成分泌型细胞，释放胼胝质酶，降解胼胝质以及释放小孢子等过程中有着非常重要的作用。

许多研究表明，植物通过细胞壁的胞间通讯，可能在形成位置效应、决定细胞分化命运上具有重要的意义（Berger 等，1994；Wolpert，1996；Ding，1997；Strauss，1998）。在拟南芥药室壁的4层结构中，中层细胞与绒毡层细胞紧密相连。野生型花药的中层细胞在发育的第6期开始退化，至第8期消失，而绒毡层细胞在中层细胞消失后分化为分泌型细胞，这两个事件关系密切，如果中层细胞不能正常退化，将改变绒毡层细胞的发育。已报道的控制拟南芥绒毡层细胞发

育的相关基因如 *AMS*（Sorensen 等，2003）和 *DYT1*（Zhang 等，2006），当这些基因发生突变时，中层细胞都不能正常退化，其结果绒毡层细胞的发育也发生了改变。我们在观察花药横切面时还发现，*st273* 突变体中层细胞的退化以及绒毡层细胞分化为分泌型细胞的过程出现了异常，这一结果提示 *ST273* 基因的功能可能与花药中层细胞和绒毡层细胞发育有关。

在 *st273* 突变体花药发育后期，药室内壁细胞异常液泡化且变得肥大，说明 *ST273* 基因也参与了药室壁的正常发育过程。关于 *ST273* 基因如何调控药室壁的发育过程，这将是今后深入研究的课题。

致谢 感谢中国科学院上海植物生理生态研究所植物分子遗传国家重点实验室对本课题的资助。

〔参 考 文 献〕

Alexander MP, 1969. Differential staining of aborted and nonaborted pollen [J]. *Stain Technology*, **44**: 117—122

Albrecht C, Russinova E, Hecht V *et al*., 2005. The *Arabidopsis thaliana* SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASES 1 and 2 control male sporogenesis [J]. *The Plant Cell*, **17**: 3337—3349

Berger F, Taylor A, Brownlee C, 1994. Cell fate determination by the cell wall in early Fucus development [J]. *Science*, **263**: 1421—1423

Bonner L, Dickinson H, 1989. Anther dehiscence in *Lycopersicon esculentum* Mill [J]. *New Phytologist*, **113** (1): 97—115

Canales C, Bhatt AM, Scott R *et al*., 2002. EXS, a putative LRR receptor kinase, regulates male germline cell number and tapetal identity and promotes seed development in *Arabidopsis* [J]. *Current Biology*, **12**: 1718—1727

Colcombet J, Boisson-Dernier A, Ros-Palau R *et al*., 2005. Arabidopsis SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASES 1 and 2 are essential for tapetum development and microspore maturation [J]. *The Plant Cell*, **17**: 3350—3361

Ding B, 1997. Cell to cell transport of macromolecules through plasmadesmata: a novel signaling pathway in plants [J]. *Trends Cell Biology*, **7**: 5—9

Goldberg RB, Beals TP, Sanders PM, 1993. Anther development: basic principles and practical applications [J]. *The Plant Cell*, **5**: 1217—1229

Higginson T, Li SF, Parish RW, 2003. AtMYB103 regulates tapetum and trichome development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, **35**: 177—192

Hird DL, Worrall D, Hodge R *et al*., 1993. The anther-specific protein encoded by the *Brassica napus* and *Arabidopsis thaliana A6* gene displays similarity to b-1, 3-glucanase [J]. *The Plant Journal*, **4**: 1023—1033

Hord CL, Chen C, DeYoung BJ *et al*., 2006. The BAM1/BAM2 receptor-like kinases are important regulators of *Arabidopsis* early anther development [J]. *The Plant Cell*, **18**: 1667—1680

Ito T, Nagata N, Yoshiba Y *et al*., 2007. *Arabidopsis* MALE STERILITY 1 encodes a PHD-type transcription factor and regulates pollen and tapetum development [J]. *The Plant Cell*, **19**: 3549—3562

Li SF, Higginson T, Parish RW, 1999. A novel MYB-related gene from *Arabidopsis thaliana* expressed in development anthers [J]. *Plant Cell Physiology*, **40**: 343—347

Mariani C, De Beuckeleer M, Truettner J *et al*., 1990. Induction of male sterility in plants by achimeric ribonuclease gene [J]. *Nature*, **347**: 737—741

Millar AA, Gubler F, 2005. The *Arabidopsis* GAMYB-like genes, *MYB33 and MYB65*, are microRNA-regulated genes that redundantly facilitate anther development [J]. *The Plant Cell*, **17**: 705—721

Pacini E, Franchi GG, Hesse M, 1985. The tapetum: its form, function, and possible phylogeny in *Embryophyta* [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **149**: 155—185

Piffanelli P, Ross JHE, Murphy DJ, 1998. Biogenesis and function of the lipidic structures of pollen grains [J]. *Sexual Plant Reproduction*, **11**: 65—80

Sanders PM, Bui AQ, Goldberg RB, 1999. Anther developmental defects in *Arabidopsis thaliana* male-sterile mutants [J]. *Sexual Plant Reproduction*, **11**: 297—322

Schiefthaler U, Balasubramanian S, Sieber P *et al*., 1999. Molecular analysis of NOZZLE, a gene involved in pattern formation and early sporogenesis during sex organ development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**: 11664—11669

Sorensen A, Krober S, Unte US *et al*., 2003. The *Arabidopsis* ABORTED MICROSPORES (*AMS*) gene encodes a MYC class transcription factor [J]. *The Plant Journal*, **33**: 413—423

Stieglitz H, Stern H, 1973. Regulation of β-1, 3-glucanase activity in developing anthers of *Lilium* [J]. *Developmental Biology*, **34**: 169—173

Strauss E, 1998. When wall can talk, plant biologist listen [J]. *Science*, **282**: 28—29

Sun Y, Zhang W, Li FL *et al*., 2000. Identification and genetic mapping of four novel genes that regulate leaf development in *Arabidopsis* [J]. *Cell Research*, **10** (4): 325—335

Wilson ZA, Morroll SM, Dawson J *et al*., 2001. The *Arabidopsis* MALE STERILITY 1 (MS1) gene is a transcriptional regulator of male gametogenesis, with homology to the PHD-finger family of transcription factors [J]. *The Plant Journal*, **28**: 27—39

Wolpert L, 1996. One hundred years of positional information [J]. *Trends Genet*, **12**: 359—364

Yang C, Vizcay-Barrena G, Conner K *et al*., 2007. MALE STERILITY 1 is required for tapetal development and pollen wall biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, **19**: 3530—3548

Yang SL, Xie LF, Mao HZ *et al*., 2003. TAPETUM DETERMINANT 1 is required for cell specialization in the *Arabidopsis* anther [J]. *The Plant Cell*, **15**: 2792—2804

Yang WC, Ye D, Xu J *et al*., 1999. The SPOROCYTELESS gene of *Arabidopsis* is required for initiation of sporogenesis and encodes a novel nuclear protein [J]. *Genes and Development*, **13**: 2108—2117

Yi J (易君), Gao JF (高菊芳), Zhang ZB (张在宝) *et al*., 2006. Genetic and mapping analysis of *Arabidopsis thaliana* male sterile mutant ms1502 (Cruciferae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **28** (3): 283—288

Zhang W, Sun YJ, Timofejeva L *et al*., 2006. Regulation of *Arabidopsis tapetum* development and function by DYSFUNCTIONAL TAPETUM1 (DYT1) encoding a putative bHLH transcription factor [J]. *Development*, **133**: 3085—3095

Zhang ZB, Zhu J, Gao JF *et al*., 2007. Transcription factor AtMYB103 is required for anther development by regulating tapetum development, callose dissolution and exine formation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Journal*, **52**: 528—538

Zhao DZ, Wang GF, Speal B *et al*., 2002. The EXCESS MICROSPOROCYTES 1 gene encodes a putative leucine-rich repeat receptor protein kinase that controls somatic and reproductive cell fates in the *Arabidopsis* anther [J]. *Genes and Development*, **16**: 2021—2031

Zhu J, Chen H, Li H *et al*., 2008. Defective in tapetal development and function 1 is essential for anther development and tapetal function for microspore maturation in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, **55**: 266—277

书讯

新书介绍《中国云南地衣》

由中国科学院昆明植物研究所、中国科学院生物多样性与生物地理学重点实验室王立松高级工程师撰著的《中国云南地衣》，2012年6月已由上海科学技术出版社出版。该书30万字，12开本，定价420.00元，书号ISBN 978-7-5478-1230-3。

《中国云南地衣》是一部地衣分类与生态的专著。该书描述了218种（隶属99属36科）云南的主要地衣物种，从五个不同植被类型和海拔生境，直观展示了云南地衣物种多样性，客观和真实的反映了云南地衣的生态状况。书中发表的355幅照片为作者野外拍摄并精选出来的，通过这些照片，作者首次展示了云南特有地衣物种和罕见的地衣子囊果及担子果。书中涉及的每个物种均有相对应的标本及采集编号，便于读者查询和深入探究，尤显该书的科学性；书中不仅提供每个地衣物种的科学名称和基原异名、外形特征及显微结构、地衣特征化合物、用途、生境与分布等信息，而且还给出了物种检索表和索引。该书的出版为云南地衣研究奠定了基础，并通过精美的原生态图片和简练的文字描述传播地衣生物学知识，让读者轻松认识这些五彩斑斓、形态特异的地衣物种，同时从书中也感受到云南是地衣物种多样性的重要宝库。

魏江春院士在书序中这样写到“真实展现不同生态系统中的物种，是作者对地衣多样性概念深刻理解之写照，是国内外第一部以这一新颖模式展示不同生态系统中地衣多样性的著作，实为一部学习地衣生物多样性基本知识的优秀参考书”。

《中国云南地衣》不仅是地衣学科研究的重要参考书籍，也适用于从事植物学、真菌学和生态学研究的有关人员及林业、生物资源、环境保护等学科人员参考，可作为大专院校扩展学生地衣基础知识和野外实习手册之用，也为生物学爱好者、摄影及登山爱好者认识地衣提供了一条有效途径。

王欣宇

（中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室）